Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Ist für die Anlage der Haustorien der Santalaceen chemische Reizung oder Kontakt wirksam?

Von

Emil Heinricher

K. M. d. Akad. d. Wiss.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck)

(Mit 7 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Jänner 1926)

Für die Haustorien der Rhinantheen habe ich, durch mit *Odontites* durchgeführte Versuche, gezeigt,[1] daß chemische Reizung durch eine Nährwurzel die Haustorienbildung weckt. Meine zahlreichen Kulturen, auch mit Vertretern anderer Rhinantheengattungen und die dabei gemachten Erfahrungen führen zur Anschauung, daß auch für sie die chemische Reizung bei der Haustorienanlage das Maßgebende sei. Eine teilweise Ausnahme ergab sich in der Gattung *Melampyrum*, worauf ich später zurückkomme.

Von den Santalaceen habe ich, obige Fragestellung betreffend, speziell mit *Osyris alba* gearbeitet. Die Versuche führten zu dem gleichen Ergebnis, das ich mit der Rhinanthee *Odontites* erhalten hatte. Die den Parasitismus der Santalaceen betreffenden Untersuchungen und Kulturen mit *Thesium*-Arten, *Osyris* und *Comandra*, sind aber infolge Zeitmangels ausführlicher nicht veröffentlicht worden, nur eine summarische Wiedergabe des Hauptsächlichen findet sich in der Schrift »Methoden der Aufzucht und Kultur der parasitischen Samenpflanzen,«[2] soweit es für die im Titel dieser Arbeit genannten Ziele von Bedeutung erschien. Von meinen Versuchen, die den chemischen Reiz als auslösenden Faktor für die Bildung der Haustorien von *Osyris* erwiesen, habe ich aber brieflich an Prof. Jost Mitteilung gemacht, der davon auch in allen Auflagen seiner »Pflanzenphysiologie« erwähnt.[3] Prof. Sperlich sind nun offenbar diese Angaben entgangen. In der im »Handbuch der Pflanzenanatomie« von K. Linsbauer herausgegebenen, kürzlich erschienenen Arbeit »Die Absorptionsorgane der parasitischen

---

[1] »Die grünen Halbschmarotzer. I. *Odontites*, *Euphrasia* und *Orthantha*« (Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI, 1897).

[2] Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. XI, Teil 2, 1919.

[3] Also zuletzt in der 4. Aufl., 1923, Bd. II, S. 67.

Samenpflanzen«[1] wird auf Grund von Beobachtungen Barber's[2] bei *Santalum*, allgemein Kontaktreiz als für die Bildung der Haustorien der Santalaceen maßgebend angegeben. Das könnte nun den Anschein erwecken, meine Befunde über chemische Reize als Ursache für *Osyris* hätten sich nicht als stichhältig erwiesen. Auch erscheinen sie durch eine nur briefliche, kurze Mitteilung nicht genügend gesichert. Deshalb greife ich auf meine 1895 bis 1897 durchgeführten Versuche zurück und veranschauliche sie durch einige Abbildungen, die von dem im Institutsmuseum aufbewahrten Material gewonnen werden konnten.

Der betreffende Versuch war in ähnlicher Weise durchgeführt worden, wie früher jener mit der Rhinanthee *Odontites*.[3] Von La Mortola bezogene Früchte von *Osyris alba* wurden am 14. Oktober 1895 ausgesät, die Keimung trat am 26. Juni 1896 ein. Am 1. Juli 1896 wurden zwei gleich kräftige Keimlinge zu einer Parallelkultur ausgesucht. Der eine wurde in eine gründlich mit strömendem Dampf sterilisierte Humuserde (Abtötung aller in ihr etwa vorhandenen Samen!) eingetopft, der zweite in einen entsprechend großen Topf neben einen *Salix*-Steckling gepflanzt. Die Parallelkultur wurde gut ein Jahr, bis zum 1. Juli 1897, geführt, am bezeichneten Tage aber wurden sowohl die wirtlose *Osyris* als auch die einen Wirt besitzende vorsichtig ausgetopft, das Wurzelsystem möglichst vollkommen freigelegt und genau untersucht.

Die ausgetopfte wirtlose Pflanze gibt Fig. 1 der Text-Tafel in natürlicher Größe wieder; ihr Wurzelsystem (die Hauptwurzel, *hw*, hatte bald den Boden des Topfes erreicht und war dadurch mechanisch gezwungen, die ersichtlichen Schlingen zu bilden) ist zwar da und dort durchrissen, aber doch jedenfalls nahezu in seiner Gesamtheit vorhanden. In der Mitte findet sich ein morsches Stengelstückchen von einem eingedrungenen Würzelchen festgehalten. Am ganzen Wurzelsystem aber ist kein einziges einigermaßen ausgebildetes Haustorium nachweisbar, d. h. der Kontakt mit den Erdpartikelchen hat keine Haustorienbildung ausgelöst. Nur an einem gesondert aufbewahrten Fragment fanden sich knapp nebeneinander zwei kleine Haustorialanlagen und noch an einer zweiten Stelle solche, auf die noch später eingegangen werden soll. Zu den ersteren Anlagen aber ist zu bemerken, daß ihre Bildung durch ein die Tragwurzel kreuzendes Würzelchen von *Osyris* selbst ausgelöst war, denn die Santalaceen entsenden, wie

---

[1] Bd. IX/2 des genannten Handbuches, S. 24.

[2] »The haustorium of *Santalum album* I.« (Memoirs of the Depart. of Agriculture in India, Vol. I, 1906). Barber geht übrigens auf die Frage, ob die Haustorien durch Kontakt- oder chemischen Reiz zur Anlage kommen, gar nicht ein, erwähnt diese Begriffe gar nicht. Er beschränkt sich darauf, die rudimentären Haustorien, die bei wirtlos kultivierten Keimlingen Gesteins, Borken- und andere Trümmerchen gefaßt hatten, zu beschreiben.

[3] Heinricher a. O.; vgl. Fig. 1, Taf. 1.

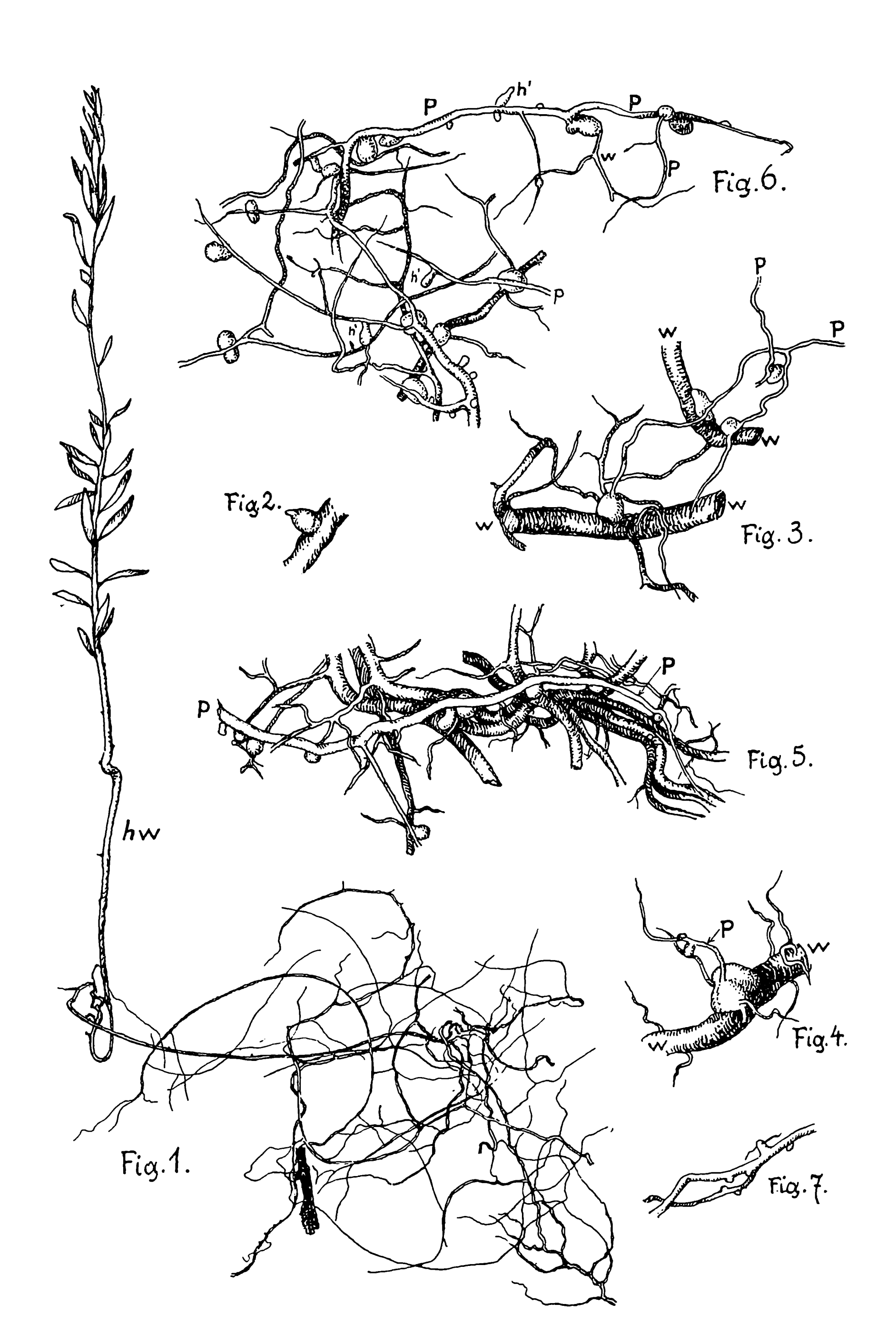
das eine so häufige Erscheinung bei parasitischen Samenpflanzen ist, auch ins »eigene Fleisch« Haustorien.

Die am Weidensteckling gezogene Pflanze ließ nun natürlicherweise den ermöglichten Parasitismus unmittelbar in ihrer Tracht erkennen. Der Hauptsproß war zwar kürzer geblieben als der der wirtlosen, doch hatte er fünf Seitensprosse getrieben, die alle (ausgenommen einen) den Hauptsproß an Stärke (Länge und Dicke) übertrafen. Ihre Länge betrug 9 bis 14 *cm*. Die Weide hatte mit ihren Wurzeln die Topferde reich durchsetzt und besonders an den Seitenwandungen und am Bodenstück einen dichten Wurzelfilz gebildet. Am Wurzelwerk fanden sich nun reichlich Haustorien des Parasiten; ihre Zahl mit hundert angenommen, wird gewiß nicht überschätzt sein. Das größte Haustorium saß auf einer stärkeren Seitenwurzel des Stecklings und gibt dieses Fig. 2 der Tafel in natürlicher Größe wieder. Beim Austopfen ging der Zusammenhang mit der Parasitenwurzel, die es gebildet hatte, verloren. Im allgemeinen geht die Größe der Haustorien einigermaßen parallel der Stärke der ergriffenen Wirtswurzeln. Auch in der dreifach vergrößerten Fig. 3 sind Wurzelfragmente mit größeren Haustorien dargestellt, wobei rechts oben wieder der Fall vorliegt, daß ein Haustorium von *Osyris* an *Osyris* vorliegt (w = Wirts-, p = Parasitenwurzel). In Fig. 4 ist ein etwas stärkeres Weidenwurzelstück mit einem größeren aufsitzenden Haustorium dargestellt und da die Figur dreifach vergrößert ist, kann man entnehmen, wie groß das Haustorium gegenüber der zarten *Osyris*-Wurzel, die es gebildet hat, ist. Ein schwaches Würzelchen der Weide, oberhalb, ist von einem entsprechend kleineren Haustorium ergriffen (Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 3).

Wie massenhaft die Haustorien gebildet werden, das veranschaulicht Fig. 5. Sie zeigt ein Stück des Wurzelfilzes der Weide vom Boden des Topfes bei dreifacher Vergrößerung. Man verfolgt leicht eine von links nach rechts darüber hinziehende Wurzel von *Osyris* bis zu ihrer unverletzten Endigung und findet auf dieser nicht 3 *cm* betragenden Strecke acht Haustorien. Ebenso orientiert über die Dichte, in der Saugwarzen gebildet werden, die in Fig. 6 dargestellte Partie von Wurzelwerk (dreifach vergrößert). Hier möchte ich auf die häufig vorkommenden, auffallend gestreckten Haustorien und -Anlagen (bezeichnet mit h_l) aufmerksam machen, die sich, wie aus Barber's[1] Abhandlung hervorgeht, auch bei *Santalum* finden. Soll diese Streckung Ausdruck sein für die Anregung zur Haustorienbildung durch einen chemischen Reiz, der von einer etwas weit vorbeistreichenden Wirtswurzel ausgeht und daher die Streckung der Anlage bewirkt, oder das Resultat dessen, daß zarte Nährwurzeln vor dem andrängenden Haustorium zurückweichen und das Erfassen Schwierigkeit bereitet? Ich halte beides für erwägenswert, neige aber mehr zur ersteren Annahme.

---

[1] A. a. O.



h'
p
p
w
p
Fig. 6.
h'
p
h'
p
w
P
w
Fig. 2.
w
w
Fig. 3.
P
p
Fig. 5.
hw
P
w
w
Fig. 4.
Fig. 1.
Fig. 7.

Auf alle Fälle scheint mir mein Parallelversuch aber deutlich zu zeigen, daß bei *Osyris* die Haustorien durch einen chemischen Reiz, der von der Nährwurzel ausgeht, zur Anlage kommen.

Das Gleiche gilt aber sicherlich auch für die Olacacee *Olax scandens*, wie aus den Untersuchungen Barber's[1] zu entnehmen ist. Auf Taf. I seiner unten angeführten Schrift findet sich in Fig. 6 eine sechs Monate alte Pflanze abgebildet, die in reinem Sand gewachsen war. Ihr reich entwickeltes Wurzelsystem ermangelt der Haustorien gänzlich; in der Erläuterung zur Tafel wird das auch hervorgehoben: »root-hairs are still abundantly present, but no haustoria are seen.« Das ist nun das gleiche Ergebnis wie bei meiner wirtlos gezogenen *Osyris*-Keimpflanze. Eine Parallelkultur hat Barber nicht durchgeführt, doch ergibt sich das Resultat einer solchen gewissermaßen aus der Fig. 8 der Taf. I, auf welcher eine Keimpflanze von *Olax scandens*, die auf einer älteren Pflanze der gleichen Art (Parasit auf Parasit) mit Haustorien, welche die Hauptwurzel bildete, reichlich befestigt, zu sehen ist.

Wie liegt nun die Sache bei *Santalum album?* Daß auch Kontakt eine veranlassende Ursache für die Haustorienanlage sein kann, ist nicht zweifelhaft, denn bei wirtlos vor sich gegangener Keimung, in reinem Sand, traten Anlagen von Haustorien an den Wurzeln in reicher Zahl auf; sie hatten oft Sandpartikelchen gefaßt. Zu betonen ist jedoch, daß es sich um Anlagen, die nur eine sehr rudimentäre Ausbildung erfahren, handelt.[2] In dem in Fig. 3 der Taf. I bei Barber in natürlicher Größe wiedergegebenen Wurzelfragment, sind an den haarfeinen Würzelchen diese Anlagen durch Pünktchen markiert und eine Unterscheidung von Seitenwurzelanlagen ist nicht möglich. Erst stärkere Vergrößerungen gestatteten das.

Diese Erscheinung ist nun meiner Ansicht nach eine vollständige Parallele zu den Vorkommnissen bei den im Parasitismus

---

1 »The haustorium of *Olax scandens*« (Memoirs of the Dep. of Agricult. in India, Bot. Ser., Vol. II; 47 p., 12 Plat., Calcutta 1907). Barber hat den Parasitismus bei der den Santalaceen verwandten Familie der Olacaceen entdeckt; außer bei *Olax scandens*, auch bei *Cansjera Rheedii*, die früher zu den Olacaceen gestellt wurde, jetzt aber den Santalaceen zugeteilt wird. Die Untersuchungen über beide Parasiten sind in gesonderten Abhandlungen niedergelegt. Überdies hat Barber *Santalum album*, dem Sandelholzbaum, zwei umfassende Abhandlungen gewidmet. Alle diese sind reich illustriert, fanden in der Literatur aber nur wenig Beachtung, da die Studien über die parasitischen Samenpflanzen zurzeit nicht modern sind und größeres Interesse für sie fehlt. Ich hätte die verdienstlichen Arbeiten gern einmal breiter besprochen, doch, ob mangelhafter Kenntnis des Englischen, fürchtete ich, daß mein Referat die Ansichten des Autors vielleicht nicht völlig richtig wiedergeben könnte.

2 Bei Barber a. a. O. S. 7 heißt es: »Most of the haustoria are however either free or attached to pebbles, bits of bark, etc., and, although their development does not proceed very far in these cases etc.«

vorgeschritteneren *Melampyrum*-Arten: *M. pratense* (jetzt *vulgatum*) und *M. silvaticum*, unter den Rhinantheen. Im Hungerzustande, wenn eine Nährpflanze fehlt, bilden sie im Humus massenhaft Haustorien, die allerhand organischen Detritus, aber allenfalls auch Steinchen ergreifen. Doch alle diese Haustorien sind rudimentär und funktionsuntüchtig. Im ersteren Falle kann ihre Anlage auch Folge einer chemischen Reizung sein, kaum aber, wenn es sich um ergriffene Steinchen handelt. Ich fand das mehrfach bei *M. silvaticum* und habe es auch in einer Textfigur abgebildet[1] und das Gleiche stellte nun Barber mehrfach bei in Sand aufgezogenen Keimlingen von *Santalum* fest. In diesen Fällen dürfte allerdings Kontakt als Reiz gewirkt haben. Ich beschrieb von *Melampyrum silvaticum* eine Kultur, die wirtlos in Flußsand durchgeführt wurde. Die am 17. September 1899 ausgelegten 35 Samen ergaben zwischen 10. März bis 28. April 1900 15 Pflänzchen; ihre Zahl war bis zum 9. Juni auf 11 gesunken. Alle Pflänzchen waren äußerst kümmerlich und verrieten auch durch Chlorose ihren Hungerzustand. Eines entfaltete eine Blüte, einige wiesen eine angelegte Blütenknospe auf. Die Untersuchung des Wurzelsystems der stärksten Pflanze ergab, daß es in 7 bis 8 *cm* Tiefe reichte und 210 Haustorialknötchen nachweisen ließ. Die meisten dieser saßen keinem Objekte auf, viele hielten Sandpartikelchen fest und einzelne hafteten noch an anderen Wurzeln des gleichen *Melampyrum*-Individuums. Durch Versuche, die durch mehrere Jahre hindurch geführt wurden, konnte ich erweisen, daß auch die in humösen Substraten massenhaft gebildeten Haustorien für die Ernährung nichts zu leisten vermögen, obgleich dabei die Haustorialknöpfe ansehnlichere Größe erreichen können, was wohl Ursache war, daß *M. silvaticum* und *M. pratense* fälschlich als Saprophyten erklärt wurden.[2] Der Parasitismus ist aber für eine normale Entwicklung und den Verlauf des Lebens bis zur Produktion keimfähiger Samen unbedingt erforderlich.

Im vierten Abschnitte meiner *Melampyrum*-Studien habe ich darum eingehend die Frage erörtert, »welche Bedeutung kommt den Haustorien zu, mit denen *M. silvaticum* und *M. pratense* tote Gebilde, Humus- und Gesteinstrümmerchen erfassen« und gelangte zu dem Schlusse: »Ich halte diese Haustorien für das Produkt einer durch den Hunger in der Pflanze geweckten Reizbarkeit und erblicke einen Beleg dafür darin, daß die Bildung derselben außerordentlich herabgemindert erscheint, ja verschwindet, wenn normale parasitische Ernährung ermöglicht ist.« Ich erwähne daselbst noch, daß bei ermöglichtem Parasitismus die Wurzeln oft

---

[1] »Die grünen Halbschmarotzer. V. *Melampyrum*.« (Jahrb. f. Bot., XLVI, 1909, S. 297.)

[2] Koch »Über die direkte Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen.« (Bericht d. Deutschen Bot. Ges., Bd. V, 1887, S. 350 bis 364.)

zentimeterlange Strecken gerade durchlaufen und ein Haustorium erst bilden, wenn sie wieder einer Wurzel begegnen, während bei wirtloser Kultur im Humus oder Sand die Wurzeln einen unruhigen, welligen Verlauf zeigen, der dadurch zustande kommt, daß sie auf Schritt und Tritt zur Bildung der rudimentären Haustorien schreiten.

Noch möchte ich auf den S. 2 erwähnten zweiten Fall zurückkommen, in dem am Wurzelwerk der in Fig. 1 abgebildeten, wirtlos kultivierten *Osyris*-Keimpflanze rudimentäre Haustorienanlagen gefunden wurden. Solche traten gehäuft in dem auffallend kleinen Winkel auf, den die aus einer Wurzel des Parasiten entsprungene Seitenwurzel mit der Mutterwurzel bildete. Dieses Wurzelstück ist in Fig. 7 bei dreifacher Vergrößerung abgebildet. Ich halte es kaum für zweifelhaft, daß die starke Annäherung von Mutter- und Seitenwurzel, auf stofflichem Wege, den Reizimpuls für die Haustorienanlagen an beiden gegeben hat. Die weitere Anlage, die sich oberhalb der Verzweigungsstelle findet, und von der ein organisches Fäserchen festgehalten wird, mag allerdings durch dieses veranlaßt worden sein. Der an Fig. 7 erläuterte Fall scheint mir aber auch dafür zu sprechen, daß die eigentümlichen, gestreckten Haustorienanlagen und allenfalls bis zur Ergreifung eines Objektes entwickelten Haustorien, welche im Bilde Fig. 6 mit *h'* bezeichnet sind, dadurch zustande kamen, daß sie als Reaktionen auf den Reiz einer nicht zu nahe vorbeistreichenden Wurzel auftraten.[1]

Zusammenfassend läßt sich sagen:

1. Auch bei den Santalaceen und den ihnen nahestehenden Olacaceen erfolgt, wie bei den Rhinantheen, die Anlage der Haustorien durch den von einer Wirtwurzel ausgehenden chemischen Reiz. Das ist für *Osyris alba* durch einen Parallelversuch von mir, für *Olax scandens* aus den von Barber beobachteten Verhältnissen erwiesen.

---

[1] Auf solche Reizung sind wohl auch die »hackig gekrümmten Zweiglein,« die an der Spitze in ein Haustorium überzugehen vermögen, zurückzuführen, die Solms-Laubach für *Thesium* beschreibt. Er bemerkt noch, »es liefern solche mehr oder minder gestielt erscheinende Haustorien zu den beschriebenen Krüppeln das größte Kontingent« (Jahrb. f. wiss. Bot. VI, 1868, S. 551). Ich bemerke noch, daß in einer mit Nährpflanzen versehenen Kultur von *Thesium* recht reichlich, an Haustorien zum Teil gemahnende Knötchen auftraten, die untersucht, sich als Gallen, verursacht durch Anguilluliden, erwiesen. Es ist sehr naheliegend, daß derartige Gallen auch bei anderen Santalaceen und so bei *Santalum album* vorkommen. John Scott berichtet in seinen »Untersuchungen über einige indische *Loranthus*-Arten und über den Parasitismus von *Santalum album*« (mitgeteilt und teilweise übersetzt von H. Graf zu Solms-Laubach, Bot. Ztg. 1874) über bei *Santalum* massenhaft vorkommende »Knötchen« (Haustorien) von 1 bis 6 Lin., die ihre Anhaftung nicht bewerkstelligen. Er wird dadurch sogar zur Annahme einer Rückbildung des Parasitismus bei *Santalum* veranlaßt. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich auch in dem Falle um Nematoden-Gallen handelte.

2. Wie unter den Rhinantheen bei den parasitisch vorgeschrittenen Arten der Gattung *Melampyrum (M. vulgatum [pratense]* und *M. silvaticum)* bei wirtloser Kultur infolge eines durch den Hunger bewirkten Reizzustandes schon Kontakt allein zur Haustorienanlage führt, so ist dies auch bei *Santalum album* der Fall. Allerhand Detritus, auch Gesteinstrümmerchen, können von solchen Haustorienanlagen gefaßt werden. Sie sind aber stets von rudimentärer Ausgestaltung und für die Ernährung von keinerlei Bedeutung.
